

Freilandbeobachtungen an Giraffengazellen (*Litocranius walleri*) im Tsavo-Nationalpark, Kenia

VON WALTER LEUTHOLD

Tsavo Research Project Voi, Kenia

Eingang des Ms. 28. 9. 1970

I. Einleitung

Die Giraffengazelle, *Litocranius walleri* (Brooke, 1878), auch Gerenuk genannt, ist eine der eigentümlichsten Gestalten unter den Antilopen Afrikas (Abb. 1). Da sie vorwiegend in relativ trockenen Buschgebieten vorkommt, ist über ihre natürliche Lebensweise viel weniger bekannt als bei Verwandten, die in offener Savanne oder Steppe leben, z. B. Thomsongazellen (*Gazella thomsoni*). Eine monographische Bearbeitung durch SCHOMBER (1963, 1966) stützt sich ausschließlich auf Informationen aus zweiter Hand, teils auf Berichte von Forschungsreisenden aus der Zeit der Jahrhundertwende, teils auf die Studien von BACKHAUS (1958, 1960), WALTHER (1958, 1961, 1968) und KIRCHSHOFER (1963) über Verhalten und Fortpflanzung der Art im Frankfurter Zoo. Neuere Beobachtungen aus dem Freileben des Gerenuk fehlen jedoch weitgehend (siehe aber ULLRICH 1963). Diese Arbeit soll dazu beitragen, die Lücken zu schließen. Da die Untersuchungen weitergehen, ist sie als vorläufiger Zwischenbericht zu betrachten.

Die Arbeit entstand im Rahmen des „Tsavo Research Project“ im Ostteil des Tsavo-Nationalparks in Kenia. Aufgabe dieses Forschungsprojektes ist es, die in den letzten Jahren eingetretenen Veränderungen der Vegetation und ihre Auswirkungen auf den Großwildbestand zu untersuchen (GLOVER 1963, LAWS 1969, LEUTHOLD 1969). Die Studien am Gerenuk bilden nur einen Teil der ganzen Forschungsarbeit; es wäre oft wünschenswert gewesen, mehr Zeit darauf verwenden zu können.

Methoden

Wo nicht anders vermerkt, fußt alles hier Gesagte auf persönlichen Beobachtungen – vom Landrover aus – an freilebenden Giraffengazellen zwischen November 1968 und März 1970. Wegen der geringen Populationsdichte sah ich in den beiden Hauptarbeitsgebieten A und B (Abb. 2) nur 20 bis 30 Tiere einigermaßen regelmäßig, von denen elf auf Grund natürlicher Merkmale individuell bekannt waren. Bei jeder Beobachtung notierte ich Ort und Zeit sowie Größe und Zusammensetzung der Gruppe. Außerdem führte ich alle zwei Monate entlang der Straßen im Parkgebiet südlich des Galana-Flusses (total ca. 570 km, Abb. 2) Wildzählungen durch, bei denen ich alle Gerenuks nach Alter und Geschlecht sowie Gruppengröße und -zusammensetzung registrierte. Die Daten in Tabellen 2 und 3 stammen von solchen Zählungen, also vorwiegend von außerhalb des sonstigen Arbeitsgebietes.

Zur Untersuchung der Nahrungswahl beobachtete ich äsende Tiere im Feld und ermittelte die relative Häufigkeit, mit der sie verschiedene Pflanzenarten fraßen. Die Methode und die ersten Ergebnisse habe ich andernorts ausführlich beschrieben (LEUTHOLD 1970a).

Abkürzungen:

- a (zusammen mit ♂ oder ♀) = adult
 sa (zusammen mit ♂ oder ♀) = subadult; bei ♂♂ etwa 1–3 Jahre, bei ♀♀ nicht
 sicher festzulegen
 j (zusammen mit ♂ oder ♀) = juvenil; bis etwa 1 Jahr
 ♀-Gruppe: Kann neben ♀♀a und ♀♀sa auch Jungtiere einschließen
 ♂ 2 = individuell bekanntes ♂ Nr. 2

Danksagung

Dem Verwaltungsrat und dem Direktor der Kenya National Parks danke ich für die Förderung meiner Untersuchungen sowie die Erlaubnis, diese Arbeit zu veröffentlichen. Finanzielle Mittel



Abb. 1. Oben: Adulter Gerenukböck, an einem Akazienstrauch äsend. — Unten: Adultes ♀ mit ca. 4 Monate altem Jungem und etwa einjährigem Jungböck

erhielt das Tsavo Research Project ursprünglich von der Ford Foundation, später von den Kenya National Parks. Der Leiter des Tsavo Research Project, Herr Dr. P. E. GLOVER, sowie der Verwalter des Tsavo-Parks, Herr D. SHELDRIK, gewährten mir tatkräftige Unterstützung im Verlauf der Feldarbeit. Herr Dr. P. J. GREENWAY vom East African Herbarium in Nairobi bestimmte von mir gesammelte Nahrungspflanzen. Den Herren Prof. Dr. H. BURLA und Prof. Dr. H. KÜMMER von der Universität Zürich sowie Prof. Dr. F. WALTHER, University of Missouri, USA, danke ich für kritische Durchsicht des Manuskripts und wertvolle Hinweise. Besonderen Dank schulde ich meiner Frau, BARBARA, für ihre Mithilfe bei der Feldarbeit sowie für die Reinschrift des Manuskripts und das Zeichnen der Abbildungen.

II. Verbreitung und Lebensraum

Die Giraffengazelle ist vom nordöstlichen Tansania, von etwa 5° südlicher Breite nordwärts (SCHOMBER 1966), über das östliche Kenia bis ins nördliche Somalia und südöstliche Äthiopien verbreitet. Die Westgrenze ihres Vorkommens lag ursprünglich an der Westkante des großen Ostafrikanischen Grabenbruchs; in neuerer Zeit hat sie sich stellenweise etwas weiter nach Osten verschoben, weitgehend unter dem Einfluß des Menschen (STEWART and STEWART 1963). In den Hochtälern über etwa 1200 m ü. M. in Zentral- und Südenkenia hat die Art wohl immer gefehlt.

SCHOMBER (1966) hebt eine angebliche Verbreitungslücke im Gebiet zwischen Tana- und Galana-Fluß in Ostkenia besonders hervor und bezeichnet die Giraffengazelle als „ein gutes Beispiel für eine unzusammenhängende Verbreitung“, und diese als eine „für die Unterartenteilung wichtige Tatsache“ (S. 25). Dies ist ein Irrtum. SCHOMBERS Verbreitungskarte fußt ausschließlich auf Angaben in der Literatur und Mitteilungen von Drittpersonen über Fundorte von Gerenuks. Die Gegend zwischen dem Tana- und dem

Galana-Fluß ist aber auch heute noch kaum erschlossen, schwer zugänglich und nahezu wasserlos. Sie wurde deshalb von den meisten Forschungsreisenden gemieden und wird auch jetzt nur selten besucht. Deshalb fehlen Literaturangaben über das Vorkommen der Giraffengazelle in diesem Gebiet.

STEWART and STEWART (1963) geben eine durchgehende Verbreitung des Gerenuk in Ostkenia an. Nach eigenen Beobachtungen ist die Art im Nordteil des Tsavo-Parks, nördlich des Galana-Flusses, durchaus häufig. Mehrere Kenner der Gegend, darunter zwei gegenwärtige und ein früherer Wildhüter, bestätigten mir das Vorkommen der Art im ganzen fraglichen Gebiet (D. SHELDRIK, mündl. Mitt.; K. SMITH, I. PARKER, in litt.). Damit fällt die ganze Erklärung der Verbreitungslücke durch SCHOMBER (S. 25) dahin, ebenso die geographische Trennung der Unterarten, die wohl ohnehin einer Revision bedürfen.

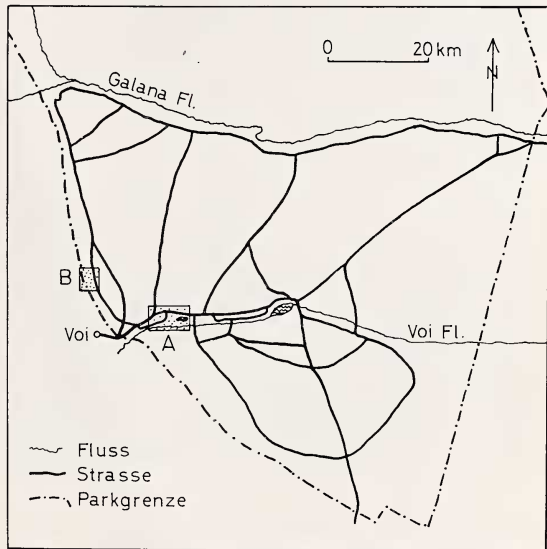


Abb. 2. Kartenskizze des Arbeitsgebietes im Tsavo-Ost-Nationalpark. A und B bezeichnen die beiden Hauptbeobachtungsgebiete (s. Abb. 4 bis 6)

Hinsichtlich des Biotops ist die Giraffengazelle wenig spezialisiert. Hauptvoraussetzung für ihr Vorkommen ist wohl ein mehr oder minder reichlicher Baum- und Buschbestand, da sie vorwiegend Laub frißt (s. u.). Sie ist ein Charaktertier der trockenen Savanne und des Trockenbusches, der große Teile des ostafrikanischen Küstenhinterlandes bedeckt. Im Tsavo-Park sind in den letzten Jahren, unter dem Einfluß von Elefanten sowie häufigen Buschfeuern, beträchtliche Flächen von ursprünglich dichtem Busch und Trockenwald in baum- und straucharmes Grasland umgewandelt worden (GLOVER and SHELDRIK 1964, LEUTHOLD 1969). Man könnte annehmen, daß diese Vegetationsveränderungen zu einem Rückgang der Giraffengazelle führten, doch fehlen genaue Angaben über ihre frühere Häufigkeit in den betroffenen Gebieten. Große Teile des Parks weisen nach wie vor einen reichhaltigen Buschbestand auf, der ihr die nötige Ernährungsgrundlage bietet, vor allem Überreste des artenreichen *Commiphora*-Trockenwaldes.

III. Ernährung

Nach allen Literaturangaben frißt die Giraffengazelle fast ausschließlich Laub von Bäumen und Sträuchern, wie schon ihr Körperbau vermuten läßt. Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung ihrer Nahrung haben aber bisher gefehlt; sie bilden einen Hauptbestandteil der gegenwärtigen Forschungsarbeit. Die ersten Ergebnisse sind anderswo ausführlich beschrieben (LEUTHOLD 1970a) und werden deshalb hier nur summarisch behandelt.

1. Verhalten bei der Nahrungssuche

Einzelnen oder in kleinen Gruppen durchstreifen Gerenuks ihren Wohnraum (s. u.) auf der Suche nach Nahrung. Zusagende Pflanzenarten nehmen sie wahrscheinlich mit Hilfe des Geruchssinnes wahr; jedenfalls erfolgt die Feinauslese auf diese Weise: Häufig beschnuppert ein Tier einen Strauch eingehend, bevor es etwas abrupft oder auch weitergeht. Dieses Verhalten ist besonders ausgeprägt bei Pflanzenarten mit harten, ledrigen Blättern (z. B. *Boscia coriacea* oder *Thylachium thomasi*, beides Capparaceen), von denen nur ganz junge Blätter und Triebe gefressen werden. Bei Pflanzenarten, deren Blätter sich mit zunehmendem Alter nicht wesentlich verändern, erfolgt keine so feine Auslese.

Mit Hilfe ihres langen Halses und dank der Fähigkeit, sich auf die Hinterbeine aufzurichten (Abb. 3), kann die Giraffengazelle Pflanzenteile bis etwa 2 m über dem Boden erreichen. Beim zweibeinigen Stehen stützen die Tiere in der Regel die Vorderbeine auf, obwohl sie für kurze Zeit auch völlig frei biped stehen können (s. auch SCHOMBER 1966). Gelegentlich tun die Tiere während des Äsens, nur auf den Hinterbeinen stehend, einige Schritte seitwärts. Seltener richten sie sich auch an völlig dürren Bäumen oder Sträuchern auf, wo keine Nahrung vorhanden ist. Soweit nicht einfach spielerisch, dient solches Verhalten möglicherweise dazu, in buschigem Gelände einen besseren Überblick zu gewinnen.

2. Zusammensetzung der Nahrung

Um allfällige örtliche Unterschiede in der Nahrung des Gerenuk festzustellen, beobachtete ich in zwei Gebieten mit ziemlich verschiedener Vegetation. In Gebiet A (Abb. 2) ist die Pflanzendecke von Elefanten und Buschfeuern modifiziert worden. Sie besteht zur Zeit aus einem dichten Grasteppeich mit locker verteiltem Baum- und Buschbestand. Dominante Holzpflanzen sind die Sträucher *Premna resinosa* (19%), *Hymenodictyon parvifolium* (8%), *Calyptrorhiza taitensis* (6%), sowie die Bäume *Boscia*

coriacea (14%) und *Melia volkensii* (9%). (Die Zahlen geben die relative Häufigkeit unter rund 30 Holzpflanzen an, die eine vorläufige Vegetationsanalyse erfaßte.) — In Gebiet B (Abb. 2) entspricht die Pflanzendecke noch mehr dem ursprünglichen Vegetationstyp (so weit bekannt), mit teilweise recht dichtem Baum- und Buschbestand: *Commiphora* spp. (35%), *Grewia* spp. (22%), *Acacia* (13%, von ebenfalls rund 30 registrierten Arten).

Tabelle 1 zeigt einige Ergebnisse von sechs Beobachtungsserien mit insgesamt rund 3000 Einzeldaten. Es handelt sich dabei nur um eine Auswahl der wichtigeren Pflanzenarten, entnommen aus Tabellen 3 und 4 in LEUTHOLD (1970a); die angegebenen Werte ergänzen sich deshalb nicht auf 100%, mit Ausnahme der beiden Kategorientotale.

Die bisherigen Ergebnisse zeigen folgendes:

a. Die Nahrung des Gerenuk besteht ausschließlich aus Blättern, jungen Trieben und einigen Blüten von Bäumen und Sträuchern sowie von Kletter- und Schlingpflanzen; außerdem werden die Früchte einzelner Arten aufgenommen, in größerer Menge aber nur die von *Solanum incanum*, wie übrigens bereits DE WINTON (1898, zit. in SCHOMBER 1966) beobachtete. Gräser und Kräuter werden keine gefressen; der Übergang zwischen Kräutern und Kleinsträuchern ist allerdings fließend.

b. Die Nahrung ist örtlich verschieden zusammengesetzt, wie ein Vergleich der A- und B-Kolonnen in Tabelle 1 zeigt. Im Gebiet A fraßen Gerenuks bisher 38 Pflanzenarten, im Gebiet B deren 54; davon sind aber nur 24 Arten beiden Gebieten gemeinsam, so daß vorläufig insgesamt 68 Arten von Nahrungspflanzen bekannt sind. Im Gebiet A tritt *Premna resinosa* als wichtig hervor; im Gebiet B machen mehrere *Acacia*- und *Grewia*-Arten den Auptanteil aus. Die Gattung *Commiphora*, häufig im Gebiet B, spielt eine untergeordnete Rolle, u. a. wohl deshalb, weil darunter viele für Gerenuks unerreichbare Bäume sind.

c. Beim Vergleich der A-Kolonnen untereinander (Tab. 1) zeigen sich auch zeitlich bedingte Unterschiede in der Nahrungszusammensetzung, vor allem im Totalanteil



Abb. 3. Subadulter Gerenukbock aufgerichtet äsend

Tabelle 1

Zur Zusammensetzung der Nahrung der Giraffengazelle

Die Zahlen geben die relative Häufigkeit der gefressenen Pflanzen in der Nahrung an, in Prozent aller Beobachtungen pro Serie (aus Tab. 3 und 4, LEUTHOLD 1970a)

Gefressene Pflanzenarten	Gebiet und Serie					
	A-1	A-2	A-3	A-4	B-1	B-2
<i>Premna resinosa</i>	13.8	25.6	39.3	5.4	0.3	3.3
<i>Thylachium thomasii</i>	5.0	3.6	6.1	15.8	2.0	—
<i>Calypotrotheca taitensis</i>	2.5	0.8	7.8	14.0	—	—
<i>Hymenodictyon parvifolium</i>	1.2	4.9	6.0	0.4	—	—
<i>Salvadora persica</i>	1.2	0.5	6.6	5.6	—	—
<i>Boscia coriacea</i>	8.8	2.4	4.8	12.8	—	3.3
<i>Combretum aculeatum</i>	3.8	0.3	0.5	8.6	8.4	0.9
<i>Maerua endlichii</i>	—	3.6	4.6	11.8	0.8	4.8
<i>Grewia</i> spp.	2.5	2.9	2.6	0.2	1.4	3.6
<i>G. nematopus</i>	1.2	3.6	1.2	0.4	27.9	15.7
<i>Acacia</i> spp.	1.2	4.1	5.1	3.0	31.8	37.8
<i>Commiphora</i> spp.	—	—	—	—	7.6	2.9
Total Bäume und Sträucher	68.7	64.1	94.5	95.2	94.5	96.4
<i>Thunbergia guerkeana</i>	3.8	14.1	1.1	—	1.4	0.9
<i>Dalechampia ipomoeifolia</i>	11.3	10.5	3.1	4.8	0.3	—
<i>Cyclantheropsis parviflora</i>	6.2	6.3	0.8	—	—	—
Total Kletter- u. Schlingpflanzen	31.3	35.9	5.7	4.8	5.5	3.6

von Kletter- und Schlingpflanzen. Sie hängen mit den Niederschlägen und dem durch sie bestimmten Pflanzenwachstum zusammen. Während der Regenzeiten (April/Mai und November/Dezember) wachsen alle Pflanzen intensiv, vor allem auch eine Vielfalt von Schlingpflanzen. Ihre zarten und saftigen Blätter fressen Giraffengazellen in großer Menge. Bei Trockenzeit verdorren die meisten Schlingpflanzen rasch, ausgenommen *Dalechampia ipomoeifolia*. Die Serien A-1 und A-2 fielen in die Regenzeit, Serien A-3 und A-4 in die Trockenzeit. — Ähnlichen jahreszeitlichen Veränderungen unterliegen auch die laubwerfenden Bäume und Sträucher, vor allem *Premna resinosa*, *Hymenodictyon parvifolium* und *Grewia* spp., die alle in Serie A-4 nur schwach vertreten sind. Andererseits erreichen immergrüne Arten wie *Thylachium thomasii*, *Maerua endlichii* und *Boscia coriacea* in dieser Kolonne die höchsten Werte. Solche Arten sind ausschlaggebend für das Überdauern der Trockenzeit und deshalb vielleicht die wichtigsten Nahrungspflanzen überhaupt.

d. Die Giraffengazelle ist wenig spezialisiert in ihrer Nahrungswahl. Auch sind die wichtigsten Nahrungspflanzen zur Zeit im Tsavo-Park recht häufig. Dies sind beides gute Voraussetzungen für das Überleben des Gerenuk in einer sich weiterhin verändernden Umwelt. Als wichtige Hegemaßnahme ("management practice") in diesem Zusammenhang drängt sich eine wirksame Bekämpfung von Buschfeuern auf, denn allzu häufige Brände verhindern das Aufkommen von Buschwerk, der wichtigsten Nahrungsquelle des Gerenuk. Die ersten Schritte in dieser Richtung sind im Tsavo-Park bereits unternommen worden.

3. Trinken

Giraffengazellen sollen äußerst selten oder überhaupt nie trinken, nicht einmal in Gefangenschaft (SCHOMBER 1966). Auch während meiner Feldarbeit sah ich die Tiere nie trinken; ebensowenig beobachtete ich ein „Harnzeremoniell“ (BACKHAUS 1960), dessen

Funktion als „Ersatztrinken“ WALTHER (1968) allerdings in Frage stellt. Den normalen Wasserbedarf deckt die Giraffengazelle offenbar ausschließlich aus dem aufgenommenen Pflanzenmaterial. Interessanterweise scheint sie aber keine eigentlichen Sukkulanten zu fressen.

IV. Populationsstruktur und soziale Organisation

Tabellen 2 und 3 zeigen die Ergebnisse von sechs Wildzählungen (s. Methoden) von April 1969 bis Februar 1970. Da Gerenuks recht standorttreu sind (s. IV. 3), wurden wahrscheinlich teilweise die gleichen Tiere wiederholt erfaßt. Um allfällige Abweichungen von der wirklichen Populationsstruktur auszugleichen, summierte ich die Ergebnisse aller Zählungen; die Prozentsätze in Tabellen 2 und 3 sind demnach Durchschnittswerte.

In den meisten Zählergebnissen dürfte der Anteil an Jungtieren etwas zu klein sein. In den ersten Wochen nach der Geburt zeigt die Giraffengazelle das für alle Gazellenjunge typische „Abliegeverhalten“ (WALTHER 1968), so daß eine unbekannte Anzahl von Jungtieren jeweils nicht erfaßt wurde. Die Daten in Tabellen 2 und 3 sind unter diesem Vorbehalt zu beurteilen.

1. Populationsstruktur

In Tabelle 2 sind die Zählresultate nach Geschlecht und Altersklassen geordnet. Das Geschlechterverhältnis ($\sigma\sigma:\text{♀♀}$) beträgt rund 1:1,6. Mindestens 29% aller ♀♀ führen Jungtiere; die Gesamtzahl der ♀♀ enthält aber einen unbekanntem Anteil an ♀♀sa, die sich noch nie fortgepflanzt haben.

Tabelle 2

Populationsstruktur bei Gerenuks

Zählung	$\sigma\sigma^a$	$\sigma\sigma^{\text{sa}}$	♀♀	juv	Total
April 1969	13	11	32	11	67
Juni 1969	15	10	34	10	69
August 1969	19	15	58	15	107
Oktober 1969	16	16	46	14	92
Dezember 1969	11	8	33	9	61
Februar 1970	10	6	39	11	66
Total	84	66	242	70	462
Prozent	18.2	14.3	52.4	15.1	100.0

Die Daten über die Populationsstruktur können Hinweise auf den Status (Zu- oder Abnahme oder Stabilität) der Population liefern. Sie lassen sich aber nur beurteilen durch Vergleich mit entsprechenden Angaben aus anderen Populationen. Solche liegen vorderhand noch nicht vor.

2. Gruppengröße und -zusammensetzung

Als „Gruppe“ bezeichne ich jede beliebige Anzahl von Tieren, die gleichzeitig am selben Ort gesehen werden, gleichgültig ob es sich dabei um eine soziale Einheit handelt oder nicht. Da verschiedene Gruppen in der Regel kilometerweit voneinander entfernt sind, drängt sich eine enger gefaßte Definition (vgl. KRÄMER 1969) nicht auf.

SCHOMBER (1966) gibt als normale Gruppengröße 2–8, gelegentlich 10–12, als Ausnahme sogar 25–30 an. Meine Beobachtungen im Tsavo-Park stimmen damit weitgehend überein (Tab. 3). Die durchschnittliche Gruppengröße beträgt nur 2,14, vor allem wegen des großen Anteils an Einzeltieren. Darunter befinden sich wahrscheinlich einige ♀♀, deren Junge bei der Zählung nicht erfaßt wurden (s. o.). Der wirkliche Anteil an Einzeltieren dürfte deshalb etwas tiefer, die durchschnittliche Gruppengröße dagegen etwas höher liegen. — Den zweitgrößten Anteil stellen Zweiergruppen, bestehend

Tabelle 3
Gruppengröße und -zusammensetzung
Kombinierte Ergebnisse der sechs zweimonatlichen Wildzählungen

Anzahl Tiere pro Gruppe	Gruppentypen					Anzahl Gruppen	% aller Gruppen	
	Nur ♂♂a	Nur ♂♂sa	Nur ♀♀1	1 ♂a + ♀♀1	♂♂sa + ♀♀1			An-dere
1	23	22	40	—	—	2	87	42.4
2	—	4	32	13	3	1	53	25.9
3	—	6	8	18	4	1	37	18.0
4	—	—	2	8	1	2	13	6.3
5	—	—	—	8	1	1	10	4.9
6	—	—	—	1	—	2	3	1.5
7	—	—	—	1	—	1	2	1.0
Anzahl Gruppen	23	32	82	49	9	10	205	100.0
% aller Gruppen	11.2	15.6	40.0	23.9	4.4	4.9	Total	
Anzahl Tiere	23	48	136	165	27	39	438	
% aller Tiere in Gr.-Typ	5.3	10.9	31.0	37.7	6.2	8.9	100.0	
Mittlere Grupp.-Größe	1.00	1.67	1.66	3.37	3.00	3.90	2.14	
1 mit oder ohne Jungtiere.								

vorwiegend aus zwei ♀♀, einem ♀ mit Jungtier, oder einem ♀ und einem ♂a. Größere Gruppen erreichen nur noch wesentlich geringere Prozentsätze. Die größte bisher festgestellte Gruppe zählte zehn Tiere (Tab. 4).

Die Kolonne „Andere“ (Tab. 3) vereinigt verschiedene Gruppentypen ohne Beziehung zueinander. Die zwei Einzeltiere sind Junge, die allein gesehen wurden; die meisten größeren Gruppen umfaßten sowohl ein ♂a als auch ein oder mehrere ♂♂sa nebst ♀♀, was eher selten ist.

Mehr als ein ♂a sah ich nie in einer Gruppe, während ♂♂sa in Gruppen von zwei, drei, gelegentlich auch vier Tieren vorkamen. Dies wird später noch zu diskutieren sein.

Um noch ein anderes Maß für die Gruppengröße sowie Hinweise auf örtliche Unterschiede zu erhalten, ordnete ich sämtliche Beobachtungen von zwei individuell bekannten Tieren nach Gruppengröße und -zusammensetzung (Tab. 4 und 5). Dabei handelt es sich jeweils um größtenteils die gleichen Tiere im gleichen Gebiet; die Beobachtungen stammen aus der ganzen Zeitspanne der bisherigen Feldarbeit, nicht nur von den zweimonatlichen Zählungen.

Die durchschnittliche Gruppengröße liegt hier bedeutend höher als in Tabelle 3. Dies deutet auf die Möglichkeit hin, daß die Zusammensetzung einzelner Gruppen für einige Zeit nahezu konstant bleibt. Im Fall von ♂2 (Tab. 5) konnte ich dies nicht abklären, wohl aber bei ♀1 (Tab. 4). Dieses sah ich immer im gleichen Gebiet (Abb. 5) mit den gleichen Individuen zusammen, von denen mindestens zwei seine eigenen aufeinanderfolgenden Jungen waren. Daneben waren noch drei ♂♂sa und ein ♂a mehr oder weniger ständig im selben Gebiet, häufig mit ♀1 vergesellschaftet (s. u.). Andere ♀♀ sah ich dort nur sporadisch.

Im übrigen ist die Zusammensetzung der Gruppen weitgehend aus Tabellen 3–5 ersichtlich und bedarf hier keiner weiteren Erläuterung. Wie die Gruppengröße kann sie örtlich etwas variieren.

Aus den bisherigen Beobachtungen ergeben sich folgende vorläufigen Schlüsse zur Gruppenbildung: Die Mutter-Kind-Assoziation ist, wie wohl bei den meisten Huftieren (vgl. SCHLOETH 1966), die Grundeinheit der Gruppenbildung. Darüber hinaus bestehen gewisse Anschlußtendenzen, welche die Bildung von zeitweilig stabilen Gruppen fördern, z. B. zwischen ♀♀a, zwischen ♂♂sa, und in gewissem Grad zwischen ♂♂sa und ♀♀. Ferner suchen ♂♂a meist Anschluß an ♀♀, doch dürfte dies vorwiegend sexuell motiviert sein. Außer der Mutter-Kind-Einheit gibt es kaum Gruppen, die längere Zeit, d. h. mehr als ein paar Wochen, unverändert bleiben.

Gruppenstabilität kann dadurch vorgetäuscht werden, daß verschiedene Tiere das

Tabelle 4

Gruppengröße und -zusammensetzung
Alle Beobachtungen an ♀1

Anzahl Tiere pro Gruppe	Nur ♀♀1	1 ♂a + ♀♀1	♂♂sa + ♀♀1	1 ♂a + ♂♂sa + ♀♀1	Anzahl Gruppen	% aller Gruppen
1	3	—	—	—	3	2.9
2	21	2	2	—	25	23.8
3	—	5	22	—	27	25.7
4	1	—	12	6	19	18.1
5	—	—	10	4	14	13.3
6	—	—	5	2	7	6.7
7	—	—	3	1	4	3.8
8	—	—	2	1	3	2.9
9	—	—	—	1	1	0.9
10	—	—	2	—	2	1.9
Anzahl Gruppen	25	7	58	15	105	100.0
% aller Gruppen	23.8	6.7	55.2	14.3	100.0	
Anzahl Tiere ²	49	19	255	80	Total 403	
% aller Tiere in Gr.-Typ	12.2	4.7	63.3	19.8	100.0	
Mittlere Grupp.-Größe	1.96	2.71	4.40	5.33	3.84	

¹ s. Tab. 3. — ² Summe aller Tiere in den registrierten Gruppen; eigentlich nur 10 bis 12 verschiedene Individuen, die wiederholt beobachtet wurden.

Tabelle 5

Gruppengröße und -zusammensetzung
Alle Beobachtungen an ♂2

Anzahl Tiere pro Gruppe	Nur ♂ a	1 ♂ a + ♀ ♀1	1 ♂ a + ♂♂sa + ♀♀1	Anzahl Gruppen	% aller Gruppen
1	1	—	—	1	3.6
2	—	3	—	3	10.7
3	—	10	—	10	35.7
4	—	5	—	5	17.8
5	—	4	1	5	17.8
6	—	1	—	1	3.6
7	—	2	—	2	7.1
8	—	1	—	1	3.6
Anzahl Gruppen	1	26	1	28	99.9
Anzahl Tiere ²	1	104	5	110	
Mittlere Gruppengröße	1.0	4.0	5.0	3.93	

¹ s. Anm. Tab. 3. — ² s. Anm. Tab. 4.

gleiche Gebiet bewohnen (vgl. KRÄMER 1969, S. 900). Ein Beispiel mag dies veranschaulichen: Im Gebiet A lebten im Mai 1969 ein ♂ a (♂7), ein ♀ a (♀1) sowie die vier Jungböcke „Max“, „Moritz“, „Peter“ und „Paul“. Peter war sicher das letzte, Moritz wahrscheinlich das vorletzte Junge von ♀1, die im Juni ein weibliches Junges setzte („Sabine“). In den folgenden Monaten traten so ziemlich alle möglichen Kombinationen dieser Tiere auf (vgl. Tab. 4). Die Jungböcke sah ich meist in Paaren (Max und Moritz; Peter und Paul), gelegentlich aber auch drei oder alle vier beisammen. Sie waren teils für sich, teils mit ♀1 und Sabine vergesellschaftet. Zu diesen gesellte sich manchmal auch ♂7, selten stießen noch ein oder zwei „fremde“ ♀♀ oder ein „fremdes“ ♂sa dazu. Im Dezember 1969 verlegte ♀1 seinen Wohnraum (s. u.) etwas nach Westen (Abb 5). Die vier ♂♂sa blieben aber im ursprünglichen Gebiet, während ♂7 und Sabine bis zur Niederschrift dieser Arbeit nicht mehr gesehen wurden. — Das Verhalten der vier ♂♂sa ist zumindest ein Hinweis darauf, daß ihre häufige Vergesellschaftung mit ♀1 vorwiegend dadurch zustandekam, daß alle Tiere im gleichen Wohnraum lebten, den die ♂♂sa nach dem „Umzug“ von ♀1 beibehielten.

3. Wohnraum und Territorium

a. Größe des Wohnraums

Als Wohnraum (= engl. *home range*) bezeichne ich hier das ganze Gebiet, in dem ich ein bestimmtes Tier feststellte. Die Größe des Wohnraums kann auf viele Arten ermittelt werden (SANDERSON 1960, MOHR and STUMPF 1966); ich benützte folgende, sehr annähernde Methode (s. LEUTHOLD 1970b): Alle Beobachtungsorte eines bekannten Tieres trug ich in eine Karte ein. Den Abstand der zwei am weitesten auseinanderliegenden Punkte betrachtete ich als Durchmesser eines Kreises, dessen Fläche ich berechnete und der des Wohnraums gleichsetzte (dies bedeutet jedoch nicht, daß der Wohnraum kreisförmig sei). Diese Art der Berechnung ergibt eine zu große Fläche (s. u.), doch erhält man wenigstens die Größenordnung, was oft genügt. Da die meisten Be-

obachtungspunkte wegen der Unwegsamkeit des Geländes nahe an den Straßen liegen (Abb. 4, 5), lassen sich weder Größe noch Form des Wohnraums auch nur einigermaßen genau ermitteln.

Die Abbildungen 4 bis 6 zeigen die Beobachtungsorte von drei ♂♂a und einem ♀a im Gebiet A sowie eines ♂a im Gebiet B. Die nach obigem Verfahren berechnete Fläche des Wohnraums beträgt 4,15 km² für ♂2, 5,94 km² für ♂7, 6,38 km² für ♂11, 5,94 km² für ♂3 (Gebiet B) und 4,52 km² für ♀1, wobei nur Beobachtungen bis zum 21. 12. 69 berücksichtigt sind, also vor dem „Umzug“ von ♀1 in ein weiter westlich gelegenes Gebiet (s. o.). Wird auch dieses einbezogen, so wächst die Fläche des Wohnraums auf 10,17 km² an. Dieser Wert dürfte aber für einen „normalen“ Wohnraum wesentlich zu hoch sein. Es bleibt abzuwarten, ob ♀1 wieder einmal in ihr ursprüngliches Gebiet zurückkehren wird. Andernfalls läge eine permanente Wohnraumverschiebung vor, was eine Trennung und separate Behandlung der beiden Gebiete wohl rechtfertigen würde.

Die Wohnräume der Jungböcke Max, Moritz, Peter und Paul (s. o.) deckten sich weitgehend mit dem von ♀1 (vor Umzug). Da sicher eines, wahrscheinlich aber zwei der ♂♂sa Junge von ♀1 waren, scheint die Wahl des Wohnraums zunächst vom Mut-

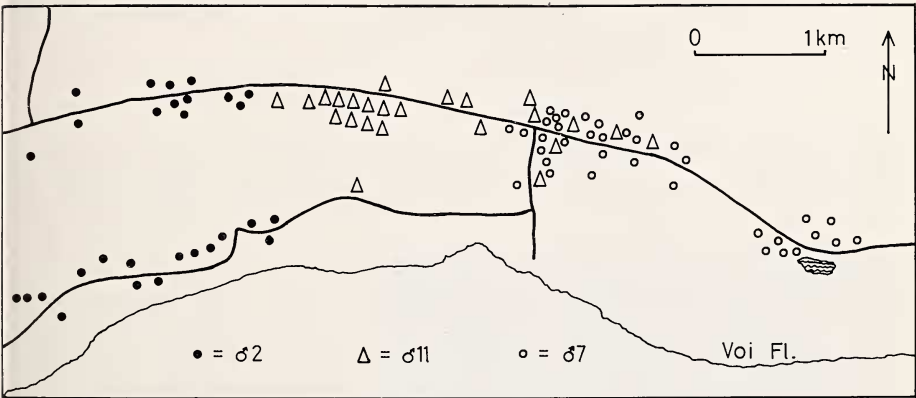


Abb. 4. Beobachtungsorte der Altböcke ♂2, ♂7 und ♂11 (Gebiet A)

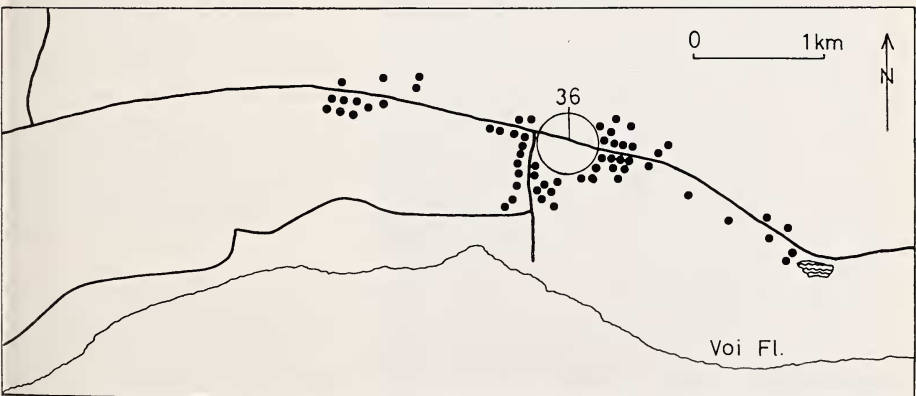


Abb. 5. Beobachtungsorte von ♀1 (Gebiet A). Die westliche Punktgruppe stellt Beobachtungen nach Dezember 1969 dar (s. Text). In den offenen Kreis fallen 36 Einzelbeobachtungen.

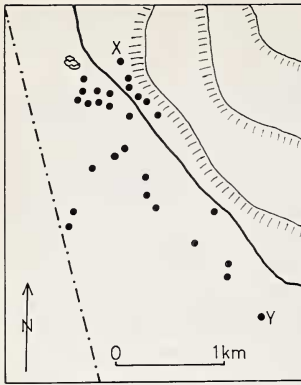


Abb. 6. Beobachtungsorte des Altbocks ♂3 (Gebiet B). X und Y bezeichnen die am weitesten auseinanderliegenden Punkte

tertier abzuhängen, d. h. auf Tradition zu beruhen (s. LEUTHOLD 1966; im Druck).

Der Wohnraum von ♂3 (Abb. 6) stößt im Westen an die gradlinig verlaufende Parkgrenze an. Dies ermöglicht eine andere, wahrscheinlich genauere Berechnung der Wohnraumfläche: Die Parkgrenze als basis benutzend, konstruierte ich das kleinste Rechteck, das alle Beobachtungspunkte einschließt. Seine Fläche beträgt 4,40 km². Es dürfte der wirklichen Wohnraum besser darstellen als der Kreis mit dem Durchmesser $\overline{XY} = 2,75$ km (Fläche = 5,94 km²). — Der Wohnraum von ♀2, das sich stets im gleichen Gebiet aufhielt, deckt sich genau mit dem von ♂3. Der Wohnraum von ♀4, ebenfalls im gleichen Gebiet, ist dagegen um einiges kleiner: 3,14 km² (Kreis) oder 2,40 km² (Rechteck).

Nach den bisherigen Beobachtungen sind also die individuellen Wohnräume recht klein (2,4—ca. 6 km²); der Gerenuk kann damit — zumindest im Untersuchungsgebiet — als ausgesprochen standorttreu gelten.

b. Zur Frage der Territorialität

Nach SCHOMBER (1966) ist „bei der Giraffengazelle eine zumindest zeitlich begrenzte Wohngebietsgliederung“ (S. 45) zu vermuten. Was damit genau gemeint ist, geht aus dieser Formulierung nicht hervor; im übrigen verweist der Autor auf das Fehlen entsprechender Beobachtungen aus freier Wildbahn.

Nach NICE (1941) ist Territorialität „based primarily on a positive reaction to a particular place and a negative reaction to other individuals“. Von diesen beiden Komponenten wird in den üblichen Definitionen des Territoriumsbegriffs (z. B. TINBERGEN 1936, NOBLE 1939) nur die zweite berücksichtigt. Danach ist die „Verteidigung“, resp. die raumgebundene Intoleranz oder Aggressivität gegenüber Artgenossen (SCHENKEL 1966), das ausschlaggebende Moment. Die Standorttreue, wohl eine wichtige Voraussetzung für Territorialität, wird demgegenüber oft vernachlässigt.

Wegen der geringen Populationsdichte der Gerenuks im Tsavo-Park kommen soziale Auseinandersetzungen zwischen ♂♂a relativ selten vor, und wegen der ungünstigen Sichtverhältnisse gelangen sie noch seltener zur Beobachtung. Bisher sah ich nur einen einzigen Kampf zwischen ♂♂a, und dies zu Beginn der Feldarbeit, als ich die einzelnen Tiere und ihre Wohnräume noch nicht kannte.

Zur Beantwortung der Frage, ob Gerenuks territorial seien, mußte ich deshalb andere Kriterien heranziehen. Für Impalas (*Aepyceros melampus*) formulierte ich deren fünf (LEUTHOLD 1970b), die sich jedoch wegen der Unterschiede in der sozialen Organisation nicht alle direkt auf Gerenuks übertragen lassen. Im folgenden wird untersucht, welche Kriterien auch für Gerenuks Geltung haben und was für Beobachtungen dazu vorliegen:

1. Die Zahl einzeln stehender ♂♂a. — Diese machen 11,2% aller Gruppentypen aus (Tab. 3), bei Impalas 19,2% und 26,8% in zwei Untersuchungsgebieten (Tabelle 4 in LEUTHOLD 1970b). In Anbetracht der Unterschiede in Populationsdichte, Gruppengröße und -zusammensetzung zwischen Gerenuk und Impala kann dieses Kriterium als mindestens teilweise erfüllt gelten.

2. Wiederholte Beobachtungen eines bekannten ♂a im gleichen Gebiet. — Dies läuft auf Standorttreue hinaus, die bereits hervorgehoben wurde; Kriterium also erfüllt.

3. Beobachtungen des gleichen ♂a im gleichen Gebiet, aber mit verschiedenen ♀♀ zu verschiedenen Zeiten. — Die Zahl der individuell bekannten Gerenuks ist zu klein für eine eingehende Analyse dieses Punktes. Nach einzelnen Beobachtungen tritt diese Situation gelegentlich auf.

4. Beobachtungen der gleichen ♀♀ mit verschiedenen ♂♂a an verschiedenen Orten. — Wegen der Ortstreue der Gerenuk-♀♀ ist dieses Kriterium nur beschränkt anwendbar. In einem Fall wurde es aber erfüllt: als ♀1 seinen Wohnraum nach Westen verlegte (s. o., Abb. 5) und damit ins Gebiet von ♂11 (Abb. 4) gelangte.

5. Austausch von ♂♂a in einem bestimmten Gebiet; der ursprüngliche „Inhaber“ sollte dann anderswo gesehen werden. — Dies konnte ich bei Gerenuks bisher nicht beobachten.

Von den fünf Kriterien sind also drei teilweise und eines ganz erfüllt. Daraus lassen sich noch keine sicheren Schlüsse hinsichtlich Territorialität ziehen. Folgende weiteren Beobachtungen sind in diesem Zusammenhang noch wichtig:

a. ♂♂a treten (bisher) immer nur einzeln auf, entweder allein oder mit einer ♀-Gruppe vergesellschaftet (s. Tab. 3—5).

b. Die Wohnräume benachbarter ♂♂a überlappen nicht oder höchstens wenig (Abb. 4, ♂11 besuchte die am weitesten östlich gelegenen Orte erst nach der bisher letzten Beobachtung von ♂7 am 10. 11. 69). In Populationen höherer Dichte mag dies anders sein.

c. Die ♂♂a zeigen verschiedene Verhaltensweisen, die bei anderen Arten oft mit Territorialität einhergehen, vor allem das auffällige Niederkauern beim Koten (Abb. 7) sowie das Markieren mit den Voraugendrüsen. Die erwähnte Kotstellung kommt vorwiegend (aber nicht ausschließlich) bei völlig ausgewachsenen ♂♂ vor; bei anderen Gazellenarten soll sie eine demonstrative Bedeutung haben (WALTHER 1968). Weder das eine noch das andere kann jedoch als Beweis für Territorialität gelten, da beides auch bei nicht-territorialen ♂♂ vorkommt, z. B. bei Thomsongazellen (WALTHER 1964; s. auch SCHENKEL 1966).

Vieles spricht dafür, daß auch der Gerenuk territorial ist, wie die Mehrheit (evtl. alle?) seiner näheren Verwandten (WALTHER 1968); der endgültige Beweis steht allerdings noch aus. Es scheint, daß praktisch der ganze Wohnraum eines ♂a — unter den erwähnten Vorbehalten — als sein Territorium zu betrachten ist. Weitere Beobachtungen sind jedoch zur Abklärung dieser und anderer Fragen notwendig.

V. Verhaltensweisen

Für eine eingehende Analyse sind meine Verhaltensbeobachtungen noch zu spärlich. Im folgenden wird lediglich unter-

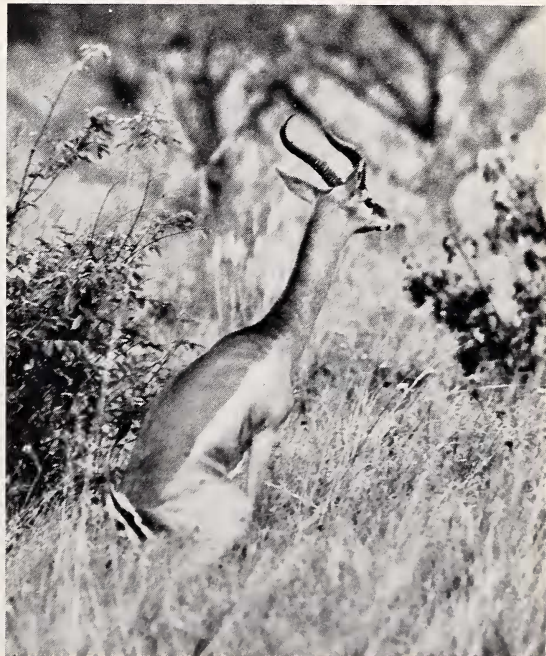


Abb. 7. Kotstellung beim Adultbock

sucht, wie weit sie mit den Angaben von BACKHAUS (1958) und WALTHER (1958, 1961, 1968) übereinstimmen, die ausschließlich Zootiere beobachtet haben.

1. Feindvermeidung und Flucht

Die „Pfahlstellung“ leicht alarmierter Tiere (WALTHER 1958, Abb. 12) sah ich bisher nie. Gelegentlich stehen einzelne ♀♀ mit geradeauf gestrecktem Hals minutenlang unbeweglich da und schauen unverwandt auf das störende Objekt, doch tragen sie dabei den Kopf waagrecht, nicht hochgereckt. Auch sind die Ohren meist aufgerichtet, d. h. der Störungsquelle zugewandt. Bei stärkerem Alarm werden Bewegungen von Ohren und Schwanz sowie das Wiederkauen weitgehend unterdrückt. Wenn sie wieder auftraten, deutete ich dies immer als Zeichen abnehmender Erregung, bzw. Fluchtbereitschaft. — Möglicherweise ist die „Pfahlstellung“ eine extreme Form des Ruhig-Verhaltens, wenn kein Fluchtweg offensteht. WALTHER (1958, S. 347) sah sie nur an frisch eingelieferten Tieren; mit zunehmender Eingewöhnung verlor sie sich.

Auf der Flucht gehen Gerenuks vorerst in flüssigem Trab ab, bei hohem Alarmgrad in einem Galopp, der teilweise an die Prellsprünge anderer Gazellen erinnert (WALTHER 1968, Abb. 5). Dabei wird zuweilen der weiße Spiegel gespreizt, ähnlich wie beim Reh (*Capreolus capreolus*). Das von SCHOMBER (1966) in Anlehnung an SCLATER and THOMAS (1898) beschriebene „Sich-Fortstehlen“ mit waagrecht getragenen Hals konnte ich nie beobachten. Eventuell wurde hier eine Ausweichbewegung, z. B. Durchschlüpfen unter Schlingpflanzen, falsch interpretiert.

2. Verhalten in der Gruppe

Nach WALTHER (1958) zeigen Gerenuks (im Zoo) ein ausgesprochenes „Zärtlichkeitsverhalten“, d. h. sie benibbeln sich gegenseitig häufig, vor allem an Kopf und Hals.



Abb. 8. Adultbock mit drei ♀♀ zusammen äsend

Entsprechendes konnte ich bisher im Freiland nicht feststellen. Hingegen reiben die Tiere gelegentlich die Köpfe aneinander, vor allem ♀♀ untereinander oder ♀ und Jungtier. Dabei unterfährt das eine Tier mit Stirn und Oberkopf des anderen Unterkiefer und drückt dann nach oben. — Kontaktverhalten wie gegenseitiges Belecken usw. hypertrophiert oft in Gefangenschaft (WALTHER 1968), möglicherweise als „Ersatzaktivität“ bei weitgehendem Wegfall von Feindvermeidung und Nahrungssuche.

Unter „Rangordnung“ schreibt SCHOMBER (1966, S. 47): „Die Führung des Rudels übernimmt immer, soweit vorhanden, ein Bock.“ Nach meinen Beobachtungen ist gerade das Gegenteil der Fall: Der Bock läuft fast stets hinter den ♀♀ her. Dies fällt vor allem bei der Flucht auf, z. B. wenn der Bock für sich allein eine geringere Fluchtdistanz hat als die ♀♀. Dann wird der „zahme“ Bock von den „ängstlichen“ ♀♀ auf die Flucht mitgerissen, d. h. der Bock folgt den fliehenden ♀♀, wohl vorwiegend „um den Anschluß nicht zu verlieren“. Auch bei der Nahrungssuche geht das ♂a meist hinter den ♀♀ her.

In Konkurrenzsituationen ist das ♂a den ♀♀ eindeutig überlegen. Seine bloße Annäherung an ein fressendes ♀ veranlaßt dieses oft zum Weichen, gelegentlich sorgt Drohen durch Gehörnpäsentieren oder gar ein kurzes Vorpellen des ♂ dafür. Solche Situationen entstehen wegen der erwähnten „Marschordnung“ recht häufig. Allerdings ist nicht immer zu entscheiden, ob das ♀ wirklich aus Unterlegenheit bzw. „Furcht“ ausweicht oder um allfälligen sexuellen Avancen von seiten des ♂ „vorzubeugen“. Andererseits äst das ♂a oft auch mit einem oder mehreren ♀♀ am gleichen Busch (Abb. 8).

Beim Weichen vor dem ♂a hebt das ♀ gelegentlich den Schwanz und klappt ihn auf den Rücken um (Abb. 9). Dasselbe tat ein Jungbock im Frankfurter Zoo vor dem ♂a, z. B. im Spielkampf (WALTHER 1961, Abb. 2). Bei freilebenden Gerenuks sah ich dieses Verhalten am häufigsten bei ♂♂ gegenüber einem ♂a oder ♂sa, seltener bei ♂♂ gegenüber einem ♂a oder älteren ♂sa, und am seltensten bei ♀♀ gegenüber einem ♂a. Da das Schwanzhochklappen immer im Zusammenhang des Ausweichens vor einem Stärkeren vorkam, liegt es nahe, darin eine allgemeine Unterlegenheits- oder Demutsgebärde zu sehen, der im Freileben vielleicht größere Bedeutung zukommt als dem Demutliegen (WALTHER 1961), das ich nie gesehen habe. Dieses ist wohl ein „letzter Ausweg“, der in Gefangenschaft infolge der beschränkten Bewegungsfreiheit häufiger besritten wird als im Freileben.

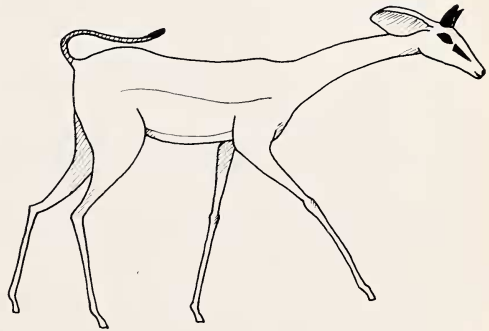


Abb. 9. Junger Gerenukbock in Demuthaltung (Schwanz hochgeklappt)

3. Paarungsverhalten

Meine wenigen Beobachtungen bestätigen diejenigen von BACKHAUS (1958) und WALTHER (1958) an gefangenen Tieren. Vor allem sah ich mehrmals das von diesen Autoren beschriebene Markieren des ♀ durch das ♂ mit dem Sekret der Voraugendrüsen, das offenbar zum normalen Paarungsverhalten auch in freier Wildbahn gehört. Entsprechendes ist sonst nur vom äußerlich sehr ähnlichen Dibatag (Lamagazelle, *Ammodorcas clarkei*) bekannt (WALTHER 1963).

VI. Diskussion

Die Giraffengazelle ist wohl der ausgesprochenste Laubfresser aller Gazellen, wenn nicht aller Antilopen überhaupt, mit Ausnahme vielleicht des Dibatag, mit dem sie mehrere ökologische Besonderheiten teilt (SCHOMBER 1966), vor allem die ausgeprägte Anpassung an Trockengebiete.

Im Gegensatz zu einigen nahen Verwandten, z. B. Thomson- und Grantgazellen (*Gazella granti*), bildet die Giraffengazelle keine größeren Verbände, sondern stets nur kleine Gruppen. (Von anderen *Gazella*-Arten ist in dieser Hinsicht wenig bekannt.) Diese soziologischen Unterschiede dürften zumindest teilweise mit der Beschaffenheit der Lebensräume (Gegensatz offenes Gelände — Buschgebiet) in Beziehung stehen. Bemerkenswert ist das völlige Fehlen von reinen Bock- („Junggesellen“-)rudeln, abgesehen von wenigen kleinen Gruppen von ♂♂sa, zumindest in meinem Beobachtungsgebiet (vgl. Tab. 3). Dies hängt wohl mit der geringen Populationsdichte zusammen und mag anderswo anders sein (Vergleichsdaten fehlen). — Damit im Zusammenhang steht auch der Umstand, daß bei den Gerenuk-♂♂ im Tsavo-Park offenbar der ganze Wohnraum als Territorium anzusehen ist. Doch ist dies vielleicht ebenfalls nicht typisch für die Art. Bei anderen Gazellen sind die Territorien — soweit bekannt — bedeutend kleiner als die Wohnräume (WALTHER 1968).

Ob und in welchem Maß einzelne Verhaltensweisen und die soziale Organisation der Giraffengazelle örtlich variieren, je nach den ökologischen Bedingungen, werden weitere Beobachtungen im Tsavo-Park und anderswo zu zeigen haben. Auch schlüssige Vergleiche mit anderen Arten lassen sich erst anstellen, wenn mehr über das Freileben der Giraffengazelle bekannt ist.

Zusammenfassung

Die Giraffengazelle (= Gerenuk) kommt in trockenen Savannen- und Buschgebieten Ost- und Nordostafrikas vor. Entgegen SCHOMBERS (1966) Ansicht ist ihre Verbreitung nicht unterbrochen.

Sie frißt Laub von Bäumen, Sträuchern und Schlingpflanzen, ferner Blüten und Früchte einiger Arten, aber kein Gras. Durch Aufrichten auf die Hinterbeine erreicht sie Pflanzenteile bis 2 m über dem Boden.

Die Zusammensetzung der Nahrung variiert örtlich, je nach Angebot, und zeitlich, je nach Jahreszeit und Niederschlägen. Bisher wurden 68 Arten von Nahrungspflanzen bestimmt. Gerenuks trinken selten oder nie; ihren Wasserbedarf können sie offenbar aus der pflanzlichen Nahrung decken.

Die Gruppen im Untersuchungsgebiet umfaßten 1 bis 10 (Mittel: 2,14) Tiere. Das Geschlechterverhältnis betrug 1 ♂ : 1,6 ♀♀. Etwa 30 Prozent der ♀♀ führten Junge. Gruppengröße und -zusammensetzung variierten von Ort zu Ort. Außer der Mutter-Kind-Assoziation gibt es kaum stabile soziale Einheiten.

Adulte ♂♂ traten stets einzeln auf, entweder allein oder mit ♀♀. Subadulte ♂♂ bildeten Gruppen von 2 bis 4 Tieren, die sich zeitweise an ♀-Gruppen anschlossen.

Die Wohnräume einiger individuell bekannter Gerenuks maßen 3 bis 6 km². Die Tiere waren ausgesprochen ortstreu; nur in einem Fall wurde der Wohnraum um 1 bis 2 km verlegt.

Adulte Gerenuk-Böcke sind wahrscheinlich territorial: 1. sind sie ausgeprägt standorttreu, 2. überschneiden sich die Wohnräume benachbarter ♂♂ nicht oder nur wenig, und 3. markieren adulte ♂♂ häufig mit den Voraugendrüsen und koten in auffälliger Kauerstellung.

Einige Verhaltensweisen der Giraffengazelle werden beschrieben und mit Beobachtungen anderer Autoren an gefangenen Tieren verglichen.

Folgende vorläufigen Schlüsse ergeben sich aus den bisherigen Beobachtungen:

1. Die Giraffengazelle ist wohl der ausgesprochenste Laubfresser aller afrikanischen Antilopen, ist aber hinsichtlich der Nahrungswahl recht vielseitig. Im Tsavo-Park ist die Bekämpfung von Buschfeuern wichtig für die Erhaltung ausreichender Nahrungsquellen.
2. Im Gegensatz zu nahe verwandten Arten bildet der Gerenuk keine großen Herden, was mit der Beschaffenheit des Lebensraums zusammenhängen dürfte. Im Untersuchungsgebiet kamen ferner keine Verbände mit mehreren adulten ♂♂ vor. Dies ist möglicherweise eine Folge der eher geringen Populationsdichte.
3. Offenbar ist der ganze Wohnraum eines Gerenuk-♂ als sein Territorium zu betrachten,

während bei anderen Gazellen das Territorium nur einen Teil des Wohnraums einnimmt. Auch dies ist vielleicht in Populationen höherer Dichte anders.

Résumé

Observations sur l'écologie et le comportement de la gazelle girafe

Ce rapport traite des observations sur l'écologie et le comportement de la gazelle girafe (= Gérénuik, *Litocranius walleri*) faites au Parc National du Tsavo (Est), Kénia.

L'espèce se rencontre en savane sèche et boisée. Sa distribution s'étend du nord-est de la Tanzanie sur le Kénia oriental et toute la Somalie jusqu'au sud-est de l'Éthiopie; contrairement à l'avis de SCHOMBER (1966), elle n'est pas interrompue.

La gazelle girafe se nourrit du feuillage d'arbres, de buissons, et de plantes grimpantes, aussi des fleurs de quelques espèces. En se levant sur les jambes postérieures, elle atteint des branches jusqu'à 2 m au-dessus du sol.

La composition de la nourriture varie entre localités et entre saisons, dépendant de la présence des plantes préférées. Jusqu'à présent, 68 espèces de plantes ont été mangées par le gérénuik; son choix de nourriture est donc assez large. La gazelle girafe ne boit jamais d'eau; évidemment elle peut satisfaire ses besoins d'eau hors de la nourriture végétale.

Les troupes observées contenaient d'un à dix (au moyen 2,14) animaux. Sur un ♂ on comptait 1,6 ♀♀ dont environ 30% étaient accompagnées de jeunes. Un ♂ adulte se rencontrait toujours seul ou avec des ♀♀, tandis que les ♂♂ subadultes formaient des troupes d'un à quatre individus. L'association femelle-jeune est la seule entité sociale d'une certaine stabilité; autrement les troupes se forment plus ou moins au hasard.

Les domaines (= *home range*) occupés par quelques individus connus mesuraient 3-6 km². La plupart des animaux étaient fidèles au même domaine au cours de l'étude; une seule ♀ déplaçait son domaine par 1-2 km.

Les ♂♂ probablement occupent des territoires: ils sont attachés à un certain endroit; les domaines de ♂♂ voisins ne chevauchent guère; les ♂♂ adultes marquent des objets prominents (branches etc.) avec la sécrétion des glandes antorbitales et, pour la défécation, se baissent en une position courbée qui pourrait avoir une signification sociale.

Quelques aspects du comportement général sont décrits et comparés avec les observations d'autres auteurs, surtout la fuite, les relations sociales, et l'accouplement.

Les suivantes conclusions préliminaires ont été tirées:

1. Parmi les antilopes africaines la gazelle girafe est probablement la seule qui se nourrit presque uniquement de feuilles d'arbres, de buissons, etc. Pour assurer l'existence continue de l'espèce il est nécessaire de combattre les feux de brousse qui détruisent les jeunes arbres et buissons.
2. Contrairement à d'autres espèces de gazelles le gérénuik ne forme pas de grandes troupes, ce qui est probablement lié à la nature de son biotope. Aussi, aucune troupe composée de ♂♂ adultes n'a été trouvée. Ceci est peut-être une conséquence de la densité assez basse dans le parc.
3. Il apparaît que le domaine entier d'un ♂ est en même temps son territoire, tandis que chez d'autres gazelles le territoire n'est qu'une partie du domaine. Ceci pourrait être différent dans des populations plus denses.

Summary

Field observations on Ecology and Behaviour of Gerenuik

This paper presents field observations on ecology and behaviour of gerenuik (*Litocranius walleri*) in Tsavo National Park (East), Kenya.

The gerenuik occurs from northeastern Tanzania through eastern Kenya and most of Somalia to southeastern Ethiopia in uninterrupted distribution, contrary to statements by SCHOMBER (1966). It inhabits dry savanna and thorn bush and feeds on the foliage of trees, bushes and some creepers and climbers, also some flowers and fruits, but no grass. Rising on the hindlegs, it can reach food items up to 2 m above ground level.

The gerenuik carefully selects palatable items, probably on the basis of scent. The composition of its diet varies locally and seasonally, in relation to availability and growth stages of suitable plants. Sixty-eight species of food plants have been identified so far. Gerenuik were never seen drinking water; apparently they can satisfy their water requirements from the ingested plant material.

Groups numbered 1-10 (average 2.14) individuals. The sex ratio was 1 ♂ : 1.6 ♀♀. About 30% of the ♀♀ were accompanied by young animals. Size and composition of groups varied locally.

Adult ♂♂ were always seen singly, either alone or with ♀♀. Subadult ♂♂ often formed groups of 2—4 individuals, sometimes associated with ♀-groups. Group formation appeared to be mainly casual, the only stable social unit being the mother-young association.

Home ranges of known individuals measured 3—6 km²; in general the animals were very faithful to them. One shift of home range was recorded, however.

Male gerenuk are likely to be territorial: They are attached to a relatively small area; home ranges of neighbouring ♂♂ show little or no overlap; ♂♂ frequently deposit scent marks from their antorbital glands and defecate in a low-crouched posture that may have social significance.

Some behavioural elements are described and discussed in comparison with observations made by other authors on captive gerenuk, e. g. alarm and flight, dominance and submission, and mating.

The following preliminary conclusions have been drawn:

1. The gerenuk is probably the most exclusive browser among African antelopes. The wide range of food plants utilized indicates a considerable adaptability with regard to food. Essential for the survival of gerenuk in Tsavo Park is the availability of suitable browse which can be maintained through strict control of bush fires.
2. In contrast to several near relatives the gerenuk does not occur in large herds. This is probably coupled with its habitat preferences. Also, no all-male groups were found in the population studied, except for groups of subadult ♂♂; this may be linked to the relatively low population density.
3. Apparently, a male's entire home range must be considered as his territory. In other gazelles, territories are only a portion of the home range. Again, this may be different in populations of higher density.

Literatur

- BACKHAUS, D. (1958): Beitrag zur Ethologie der Paarung einiger Antilopen. Zuchthygiene 2, 281—293.
- (1960): Zur Anpassung der Giraffengazelle (*Litocranius walleri* Brooke, 1878) an trockene Lebensräume. Säugetierkundl. Mitt. 8, 43—45.
- GLOVER, J. (1963): The elephant problem at Tsavo. E. Afr. Wildl. J. 1, 30—39.
- GLOVER, P. E., and SHELDRIK, D. (1964): An urgent research problem on the elephant and rhino populations of the Tsavo East National Park, Kenya. Bull. epiz. Dis. Afr. 12, 33—38.
- KIRCHSHOFER, R. (1963): Das Verhalten der Giraffengazelle, Elenantilope und des Flachland-Tapirs bei der Geburt. Z. Tierpsychol. 20, 143—159.
- KRÄMER, A. (1969): Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gemspopulation (*Rupicapra rupicapra* L.) der Alpen. Z. Tierpsychol. 26, 889—964.
- LAWES, R. M. (1969): The Tsavo Research Project. J. Reprod. Fert., Suppl. 6, 495—531.
- LEUTHOLD, W. (1966): Homing experiments with an African antelope. Z. Säugetierkunde 31, 351—355.
- (1969): Naturschutzprobleme und ökologische Forschung in Ostafrika. Schweizer Naturschutz 35, 117—125, 150—153.
- (1970a): Preliminary observations on food habits of gerenuk in Tsavo National Park, Kenya. E. Afr. Wildl. J. 8, 73—84.
- (1970b): Observations on the social organization of impala (*Aepyceros melampus*). Z. Tierpsychol. 27, 693—721.
- (Im Druck): Ethology and game management. Proc. 9th Internat. Congr. Game Biol., Moscow 1969.
- MOHR, C. O., and STUMPF, W. A. (1966): Comparison of methods for calculating areas of animal activity. J. Wildl. Mgmt. 30, 293—304.
- NICE, M. M. (1941): The role of territory in bird life. Amer. Midl. Nat. 26, 441—487.
- NOBLE, G. K. (1939): The role of dominance in the life of birds. Auk 56, 263—273.
- SANDERSON, G. C. (1966): The study of mammal movements — a review. J. Wildl. Mgmt. 30, 215—235.
- SCHENKEL, R. (1966): Zum Problem der Territorialität und des Markierens bei Säugern — am Beispiel des Schwarzen Nashorns und des Löwen. Z. Tierpsychol. 23, 593—626.
- SCHLOETH, R. (1966): Verwandtschaftliche Beziehungen und Rudelbildung beim Rothirsch (*Cervus elaphus* L.). Rev. suisse Zool. 74, 434—440.
- SCHOMBER, H. W. (1963): Beiträge zur Kenntnis der Giraffengazelle (*Litocranius walleri* Brooke, 1878). Säugetierkundl. Mitt. 11, Sonderheft 1, 1—44.
- (1966): Giraffengazelle und Lamagazelle. Neue Brehm-Bücherei No. 358, Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- STEWART, D. R. M. and STEWART, J. (1963): The distribution of some large mammals in Kenya. J. E. Afr. Nat. Hist. Soc. 24, 1—52.

- TINBERGEN, N. (1936): The function of sexual fighting in birds and the problem of the origin of "territory". *Bird Banding* 7, 1—8.
- ULLRICH, W. (1963): Einige Beobachtungen an Wildtieren in Ostafrika. II. Giraffenzellen. *Zool. Garten NF* 27; 187—193.
- WALTHER, F. (1958): Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen. *Z. Tierpsychol.* 15, 340—380.
- (1961): Zum Kampfverhalten des Gerenuks (*Litocranius walleri*). *Natur und Volk* 91, 313—321.
- (1963): Einige Verhaltensbeobachtungen am Dibatag (*Ammodorcas clarkei* Thomas, 1891). *Zool. Garten NF* 27, 233—261.
- (1964): Einige Verhaltensbeobachtungen an Thomsongazellen (*Gazella thomsoni* Günther, 1884) im Ngorongoro-Krater. *Z. Tierpsychol.* 21, 871—890.
- (1968): Verhalten der Gazellen. *Neue Brehm-Bücherei* No. 373, Kosmos-Verlag, Stuttgart.
- Anschrift d. Verfassers:* Dr. Walter LEUTHOLD, Tsavo Research Project, P. O. Box 14 Voi, Kenia

Factors Regulating the Evolution of Microtine Tooth Complexity

By R. D. GUTHRIE

University of Alaska

Eingang des Ms. 20. 4. 1970

Introduction

As a medium to examine the changes in the last several million years, and as present day indicators of micro-environments, microtine rodents are almost unsurpassed among mammals. Their relative specificity of habitat is a boon to paleoecologists. Also, their rapid evolutionary rate has been and is very important to Pleistocene stratigraphers. Increasing documentation of these changes from the fossil record have made microtine teeth the primary index fossils of terrestrial Pleistocene deposits in both Eurasia and North America (HIBBARD, 1959; KOWALSKI, 1966).

The major changes in the microtines that have been documented from the fossil record mainly involve changes in the cheek teeth. Most discussions about fossil microtines are thus discussions of their dentition. Paleontologists have reached a point where our understanding of the general chronology and highlights of microtine dental evolution is reasonably clear although there are certainly many gaps and many phylogenetic lines yet to be tied. The present study is not an attempt to add new knowledge to either the chronology or the phylogeny of these mice but to examine some aspects of the biology of the dental variations both between taxa and within populations. The nature of microtine dental changes and differences have been touched on by a number of investigators — paleozoologists and neozoologists alike — in connection with systematic, phylogenetic, and dietary studies. I have attempted here to unify some concepts in these fields and intermesh them into a general framework of evolutionary ecology. Among mammals microtines are an optimal group for a synthesis of this type. Microtine teeth were selected as a research medium because they represent an almost unique opportunity to follow well-documented evolutionary changes over a moderately short period of time in the fossil record. Most importantly, a broad spectrum of microtine